Beiträge

zur

Anatomie der Combretaceen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

bei der

philosophischen Facultät

der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

eingereicht und nebst den beigefügten Thesen vertheidigt

am 18. Juli 1893, Mittags 12 Uhr,

von

Carl Holtermann.

Opponenten:

Richard Meissner, Cand. rer. nat.

K. Schneider, Stud. phil.

A. Körnicke, Dr. phil.

BONN

Druck von Ernst Heydorn.

1893.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547419_0107

Beiträge zur Anatomie der Combretaceen.

Von

Carl Holtermann.

(Fremlagt i den math.-naturv. klasses möde 26 mai 1893 af hr. Blytt.)

Einleitung.

Die Combretaceen sind bis jetzt noch nicht Gegenstand einer eingehenden anatomischen Untersuchung gewesen, obwohl dieselben seit längerer Zeit die Aufmerksamkeit der Botaniker erregt haben.

Es sind nämlich ziemlich widersprechende Meinungen betreffs der Abgrenzung dieser Familie geäussert worden, so sollen nach *Baillon*[1] die Nysseen und die Alangieen, nach *Bentham* und *Hooker*[2] die Gyrocarpeen zu den Combretaceen gehören.

Wir theilen die jetzt verbreitete Auffassung und finden, dass die Familie auf die Genera, welche *Bentham* und *Hooker*[3] unter „Subordo I Combreteae" anführen, beschränkt werden muss. Uebrigens liegen alle rein systematischen Fragen ausserhalb der Aufgabe, die wir uns hier gestellt haben.

[1] *Baillon*, Histoire des Plantes VI, p. 281.
[2] Genera Plantarum Vol. I, Pars II, p. 689.
[3] l. c. p. 684.

Die vollständigsten anatomischen Angaben finden sich hauptsächlich in *Solereder*'s Arbeit: „Ueber den systematischen Werth der Holzstructur bei den Dicotyledonen", sowie in *Moeller*'s „Anatomie der Baumrinden". An die übrigen Angaben knüpft sich geringeres Interesse, sie werden an Ort und Stelle im Text berührt werden.

Zum Theil stand mir ein ganz vorzügliches Spiritusmaterial zur Verfügung, für dessen höchst liberale Ueberlassung ich den Herren Professor Dr. *Schimper* und *Brandis* und Herrn Dr. *Schenck* meinen besten Dank aussprechen möchte.

Das Berliner Herbarium und die Kew Gardens London haben mir auch einen wesentlichen Beitrag zu meinem Untersuchungsmaterial geliefert.

In folgendem Verzeichniss sind die untersuchten Pflanzen der Reihe nach aufgezählt (hb. bezeichnet das Herbariummaterial, sp. das Spiritusmaterial):

Anogeissus acuminata Wall. (sp.)
„ latifolia Wall. (sp.)
„ pendula Edgw. (sp.)
[Buchenavia capitata Eichl. (hb.)]
[„ punctata Eichl. (hb.)]
[Bucida Buceras Linn. (hb.)]
[Cacoucia bracteata Laws. (sp.)]
[„ coccinea Aubl. (sp.)]
[Calycopteris floribunda Lamk. (hb.)]
Combretum acuminatum Roxb. (hb.)
Combretum alterniflorum Pers. (hb.)
Combretum assimile Eichl. (hb.)
„ Aubleti DC. (hb.)
„ decandrum Roxb. (sp.)
„ elegans Camb. (hb.)
„ erianth Benth. (hb.)
„ extensum Roxb. (hb.)
Combretum farinosum H. B. K. (hb.)
Combretum flagrocarpum Herb. Calc. (hb.)
Combretum floccosum Eichl. (hb.)
„ Jacquini Griseb. (hb.)
„ Loeflingi Eichl. (hb.)
„ laurifolium Mart. (hb.)
„ mellifluum Eichl. (hb.)
Combretum nitidum Eichl. (hb.)
„ obtusifolium Rich. (hb.)
Combretum Oliveri Brandis (hb.)
„ ovalifolium Roxb. (hb.)
Combretum phaeocarpum Mart (hb.)
Combretum salicifolium E. Mey. (hb.)

Combretum truncatum Welw. (hb.)
Combretum Warscewitzianum Eichl. (hb.)
Conocarpus erecta Linn. (sp.)
[Guiera senegalensis Lam. (hb.)]
Laguncularia racemosa Gaertn. (sp.)
Lumnitzera coccinea W. und A. Prad. (sp.)
Lumnitzera racemosa Willd. (sp.)
Quisqualis indica Linn. (sp.)
Terminalia Arjuna Bedd. (sp.)
„ belerica Roxb. (sp.)
„ Catappa Linn. (sp.)
Terminalia chebula Retz. (sp.)
„ citrina Roxb. (sp.)
„ myriocarpa Heurck. (sp.)
Terminalia paniculata Roth (sp.)
„ procera Roxb. (sp.)
„ tomentosa Bedd. (sp.)
„ v. typica Hook. (sp.)
„ v. crenulata Hook. (sp.)
Thiloa nitida Eichl. (sp.)

Ausserdem
Strychnos triplinervia Mart.

Terminalia Linn.

Die meisten Terminalien zeichnen sich durch ihren Reichthum an Tannin aus; mehrere Arten, wie T. chebula, belerica, citrina, Catappa u. a. geben daher theils durch ihre Gallen, theils durch ihre Früchte und theils durch ihre Rinde sehr wichtige Handelsartikel ab.

In anatomischer Hinsicht bietet bei den untersuchten Arten die primäre Rinde nur geringes Interesse. Unter der häufig cutinisierenden Epidermis liegt eine nicht sonderlich mächtige Parenchymlage, die stets mehr oder weniger collenchymatisch ist. In der Regel findet sich auch eine gewisse Menge Chlorophyll; nur hier und da zeigt sich eine einzelne Krystalldrüse von oxalsaurem Kalk.

Das Phloeoterma tritt bei mehreren Arten wie bei T. tomentosa sehr scharf hervor. Der Pericykel ist nach der Bezeichnung von *Morot*[1] heterogen sklerenchymatisch. Sein Sklerenchym besteht aus kleinen Gruppen zusammenhängender Fasern, das Parenchym dagegen ist in der Regel wenig augenfällig. — In einzelnen systematischen Arbeiten wird oft der Lage der Korkinitialen ein gewisser systematischer Werth beigelegt. Wenn wir aus dem, was uns mehrere Terminalien zeigen, einen Schluss ziehen dürfen, so ist sie in dieser Beziehung oft von geringer Bedeutung. Nicht nur variirt die Lage der Initialen bei verschiedenen Arten innerhalb derselben Gattung, sondern sie schwankt sogar bei den verschiedenen Individuen derselben Art. Als ein Beispiel hierfür lässt sich T. tomentosa anführen; die Korkbildung geht bei dieser bald in der Epidermis selbst vor sich, bald in der unterliegenden Zellenlage, zuweilen auch tiefer.

Bei einzelnen beginnt die Korkbildung früher, bei anderen später, verhältnissmässig sehr spät bei T. belerica und in der

[1] *Morot*, Recherches sur le péricycle. Ann. sc. nat. Bot. 6., ser. XX, 1885, p. 20.

Regel erst, nachdem der Stamm die Dicke von 1 cm erreicht hat. Gewöhnlich kann jedoch das Korkcambium beträchtlich früher nachgewiesen werden. — Bei oben genannter T. belerica scheint es sich jedoch erst im Pericykelparenchym konstant zu zeigen, die nächste Korkbildung findet dann in dem sekundären Phloem statt.

Das Mark ist häufig nach der Bezeichnung von *Gries*[1] homogen, das heisst, es besteht aus activen Zellen (cellules actives), mit dicken Wänden und Stärke, sowie mit krystallführenden Zellen (cellules crystalligènes). — Steinzellen kommen bei einigen Arten vor. Im übrigen kann nicht genug betont werden, dass auch das Mark in der Regel eine nur sehr beschränkte Anwendung in der anatomischen Systematik finden kann. Der Inhalt wechselt ausserordentlich je nach dem Vegetationsstadium und der Zeit. Aus Kew Gardens habe ich Material sowohl von T. belerica wie von T. Catappa erhalten. Beide zeigen einen auffallenden Reichthum an Stärke und sehr zahlreiche Krystalle. Exemplare desselben Entwicklungsstadiums von Madras und aus der Umgegend von Rio sind hingegen sehr arm an Krystallen, sie enthalten keine Stärke und zeigen eine Menge leerer Zellen.

Unzweifelhaft systematisch zu verwerthen sind im Vorliegenden die schizogenen Gummibehälter, die in der Markperipherie bei verschiedenen Terminalien, wie bei T. citrina, belerica, tomentosa, procera, paniculata u. a. entstehen. Soweit ich aus meinen Untersuchungen einen Schluss ziehen darf, finden sich die ersten Anlagen zu diesen Behältern stets in dem markständigen Phloem, das bei allen Terminalien die Grenze zwischen dem Holz und dem Mark bildet.

Diese Behälter sind ausserordentlich gross, oft bis zu einem Durchmesser von 2 mm, sodass man dieselben mit Leichtigkeit unbewaffneten Auges wahrnimmt. Bei einzelnen Arten, wie z. B. bei Terminalia procera und paniculata kann man sie nicht nur in den jüngsten Trieben, sondern sogar durch das

[1] Mémoire sur la moelle des plantes ligneuses. Nouvelles Archives du Mus. d'hist. nat. T. VI. Paris 1870, p. 201—302.

Blatt hindurch, ja selbst bis in die äusserste Blattspitze verfolgen, indem sie immer einen grössern oder geringern Theil des Siebtheiles einnehmen. Auch nachdem das secundäre Wachsthum eingetreten ist, bleiben diese Schleimgänge beibehalten und erweitern sich allmälig, soweit es die Umstände zulassen.

Das Anfangs stark entwickelte Mark wird dadurch mehr und mehr zusammengedrängt, während zugleich die Siebröhren obliterirt und in kleinere Gruppen zusammengeschoben werden. Die grösseren Gummigänge drängen in der Regel zuletzt alles Phloem zur Seite, sodass dieselben gleichzeitig sowohl das Mark als auch das Holz tangiren. Sehr häufig tritt auch der Fall ein, dass sich ein Gefäss durch Berührung mit den Gummigängen mit Gummi gefüllt zeigt, während dies bei den angrenzenden Holzfasern nicht vorkommt. *Janse*[1] sagt: „Es sei aus der Anatomie des Holzes bekannt, dass die Gefässe nicht in seitlicher Verbindung miteinander stehen". Dies Urtheil stimmt wenig zu den vorliegenden Beobachtungen. Besonders auffällig haben wir das Gegentheil einmal bei T. procera konstatirt, wo sechs Gefässe, die in einer radialen Reihe lagen, alle denselben Inhalt wie der Gummigang hatten, trotzdem nur ein Gefäss mit dem letzteren in Verbindung stand.

Eine sichere Reaktion weiss ich für dieses Gummi nicht. Mit Jod oder Chlorzinkjod nimmt es keine Farbe an. Mit Jod und Schwefelsäure wird es hellgelb. In einer wässerigen Safraninlösung färbt es sich intensiv hochroth. In Spiritus ist es unauflöslich und schrumpft auf Grund der Wasser anziehenden Eigenschaft desselben zusammen. In Wasser dagegen quillt es stark auf. Es geht jedenfalls aus diesen Reaktionen hervor, dass hier kein Stoff vorliegt, den man mit einer oder der andern Art Pflanzenschleim zusammenstellen kann.

Ebenso wie mehrere Leguminosen, Ficus u. a., bilden auch einzelne Terminalien Bänder von Holzparenchym, die mit solchen von Holzfasern abwechseln; dies ist z. B. der Fall bei T. belerica.

Man hätte hier, wo beide Elemente gleich stark vertreten

[1] *Janse*, Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze. Jahrbücher für wissensch. Bot. XVIII, p. 28.

sind, erwarten können, Uebergangsformen zwischen beiden zu finden, doch ist es mir, trotz sehr genauer Untersuchung nicht geglückt, solche nachzuweisen. Beide sind stets scharf differenzirt. *Sanio* hat mit Bezug auf Ficus dieselbe Erfahrung gemacht, was ihn zu der folgenden Behauptung verleitet hat: „Wären beide Bildungen, die gefächerten Libriformfasern und das Holzparenchym nur Modificationen desselben Systems, so müssten die Uebergangsformen zu finden sein, was nicht der Fall ist. Da hier beide Bildungen unabhängig von ihrer Stellung im Frühlings- oder Herbstholze mit einander abwechseln und dabei doch konstant ihren Charakter bewahren, so müssen sie auch als verschieden aufgefasst werden“[1].

Strasburger[2] hat die Unhaltbarkeit dieser Beweisführung nachgewiesen, wir wollen daher nicht näher auf diese Frage eingehen.

Bei den meisten Arten findet sich jedoch Parenchym nur im Umkreis der Gefässe. Die Holzfasern bilden immer die Hauptmasse der Holzstränge, nur eine verhältnissmässig geringe Anzahl der erstern ist völlig ungefächert, die grosse Mehrheit besitzt dünne Querwände. Die Zahl dieser letztgenannten schwankt in der Regel zwischen 1—3, obgleich ein höherer Bestand nicht selten ist; einzelne Fasern enthalten oft eine feinkörnige Stärke, besonders diejenigen, die an das Parenchym grenzen, mit dem sie auch durch reichliche Tüpfelkanäle in Verbindung stehen. Die Gefässe sind in mehr oder weniger radiale Reihen geordnet. Sie kommuniziren durch deutliche einfache Tüpfel mit dem Holzparenchym und den angrenzenden Markstrahlzellen, während nur spärliche und wenig augenfällige Tüpfel zu den angrenzenden Holzfasern führen. Die Querwände der Gefässe sind immer mehr oder minder horizontal und von einem einzigen Loche durchbohrt. Tracheiden oder tracheidale Elemente kommen niemals vor.

Die Markstrahlen sind ein- bis zweireihig, im Querschnitt und in radialer Ansicht rechteckig, ihre Höhe

[1] Vergl. *Sanio*, Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot. Z. 1863, p. 110

[2] *Strasburger*, Ueber den Bau und die Verrichtungen etc. p. 201.

variirt sehr innerhalb derselben Art. Bei T. citrina, procera u. a. bestehen sie z. B. aus 1—30 und mehreren Stockwerken. Alle diese Zellen führen grosse Stärkekörner und sind gleich stark verdickt. Die Markstrahlzellen sind theils stehende und theils liegende. Die letztern haben in der Regel Intercellularen, die stehenden dagegen im allgemeinen nicht. Sehr häufig führen Tüpfelkanäle zu den Intercellularen, von welchen sie durch eine dünne Schliesshaut getrennt sind. Diese Intercellularen verlaufen vornehmlich im Innern des Markstrahls. Dies hat den Vortheil, dass die lufterfüllten Intercellularen von den Wänden der wasserleitenden Bahnen entfernt werden; denn nach den Untersuchungen von *Strasburger*[1] und *Kny*[2] darf es sicherlich als entschieden angesehen werden, dass die stehenden Zellen mit den wasserleitenden Elementen sehr eng verbunden sind. — In der sekundären Rinde bilden die Bastfasern mehr oder weniger deutlich concentrische Ringe; die Fasern sind bald lang und dünn und mit einem weiten Lumen, bald kurz und verdickt und mit deutlicher Schichtung. Dies variirt oft bei derselben Art; so lässt sich z. B. bei T. Chebula oft nicht entscheiden, ob einzelne dieser Elemente Steinzellen oder Bastfasern sind. Es finden sich alle möglichen Uebergangsformen zu beiden Extremen. Das Gewöhnliche ist jedoch, dass man bei allen Terminalien auch sichere Steinzellen nachweisen kann, dieselben liegen in der Regel in Gruppen von 2—3 zusammen. Sowohl die Steinzellen als die Bastfasern sind immer von kurzen krystallführenden Bastparenchymzellen, Kammerfasern, begleitet. Diese Kammerfasern treten schon in nächster Nähe des Cambiums auf und sind bei allen Terminalien ausserordentlich zahlreich, besonders in dem ältern Theile der Rinde. Bei mehreren Arten, wie T. tomentosa, Chebula u. s. f., kommen ausser diesen Krystallen auch andere gleichfalls oxalsauren Kalk enthaltende vor, die sich durch ihre aussergewöhnliche Grösse auszeichnen und mit

[1] *Strasburger*, l. c. 480.

[2] Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1890, p. 176. Ein Beitrag zur Kenntniss der Markstrahlen dicotyler Holzgewächse.

Leichtigkeit dem blossen Auge als weisse Punkte sichtbar sind. Als Genusmerkmal kann dieses ausgeprägte Kennzeichen jedoch keine Anwendung finden, da es bei T. Olivieri u. a., wo nur gewöhnliche Kammerfasern vorkommen, fehlt. Die Siebröhren sind oft auffallend weit und im Durchschnitt weisen sie oft Lumina auf, die ebenso gross sind, wie die der umliegenden Parenchymzellen; die Geleitzellen stehen in dieser Hinsicht oft nicht zurück, durch ihr im allgemeinen reichliches Plasma stechen sie scharf gegen die Siebröhren ab. Gewöhnlich gehören zu jeder Siebröhre mehrere Geleitzellen, jedoch ist ihre Anzahl selten so gross, wie bei T. belerica, wo zuweilen 4—5 vorkommen. Sie liegen dann immer in kleinen regelmässigen Gruppen. Aehnliche Fälle führt auch *Strasburger* häufiger an, obwohl seine Beispiele nicht so scharf ausgeprägt sind, wie in vorliegendem Falle, besonders hebt er Tilia hervor[1]. *Lecomte*[2] erwähnt auch mehrere Fälle, so bei Lappa, Impatiens u. a. Es ist auffallend, dass die Geleitzellen oft so angelegt sind, dass sie, soweit es eben möglich, mit den anstossenden Parenchym- oder Markstrahlzellen in Berührung treten. *Lecomte* hat dieselbe Erscheinung beobachtet, indem er sagt[3]: „Die Theilung (die eine Geleitzelle abgrenzt) vollzieht sich so, dass die Geleitzelle gewöhnlich zwischen die Siebröhren einerseits, das Bastparenchym oder einen Markstrahl andererseits zu stehen kommt.“ — Die Geleitzellen, die an die Markstrahlen angrenzen, haben in der Regel tangentiale Scheidewände, diejenigen, welche an das Bastparenchym anstossen, sind oft in den Ecken angelegt, sodass sie zugleich mit zwei Zellen, ja zuweilen sogar mit dreien communiciren. Im übrigen ist dieses Verhältniss natürlich äusserst variabel. *Lecomte* führt auch verschiedene Beispiele an[4] und stellt verschiedene „Typen“ auf: alle von ihm erwähnten können wir auch bei T. belerica nachweisen.

[1] l. c. p. 223.

[2] Contribution a l'étude du liber des Angiospermes. Ann. d. sc. nat. Bot. VII ser., T. X, 1889.

[3] l. c. 233.

[4] l. c. 234.

Die Markstrahlen der Rinde sind immer ein- bis zweireihig. Bei mehreren Arten wie T. tomentosa, procera u. a. erstrecken sie sich öfters in tangentialer Richtung in die äussere Phloemzone und theilen sich durch radiale Querwände; bei andern, wie bei T. belerica, Chebula u. a. scheinen sie dagegen konstant ungetheilt zu sein. *Moeller* sagt[1]), dass bei den Combretaceen überhaupt die Markstrahlen, „welche im Gegensatz zu dem Bastparenchym keine Oxalate führen", in sehr vereinzelten Fällen sklerotisirt werden. Mit Bezug auf die Terminalien ist diese Angabe sehr häufig nicht richtig. *Moeller* scheint seine Untersuchungen an Herbariumsmaterial angestellt zu haben, in ältern Stämmen würde er seine Behauptung nicht bekräftigt gefunden haben, denn die Markstrahlen sind immer sklerotisiert, wenn sie durch Bastfasergruppen hindurchführen. Im Grossen und Ganzen genommen stimmt der Theil der Markstrahlen, der sich innerhalb des Bastkörpers befindet, in dem Inhalt seiner Elemente mit dem den Holzkörper durchlaufenden Abschnitte überein, nur sind die Markstrahlen dann und wann z. B. bei T. Chebula, belerica u. a. krystallführend geworden. Die Intercellularen halten sich auch hier hauptsächlich im Innern der Markstrahlen.

Wir haben schon oben bei der Besprechung des Markes die Thatsache berührt, dass auch in den Blättern Gummibehälter vorkommen. Im Uebrigen weisen die Blätter, wenigstens bei den untersuchten Arten, keine Eigenthümlichkeit auf. Das Blattmesophyll hat immer ein sehr lakunöses Schwammparenchym, das im Durchschnitt mehr als die Hälfte der Zellenmasse ausmacht. Das Palissadenparenchym hat oft grosse Krystalle.

In der Spitze des Blattstieles treten häufig extraflorale Nectarien auf, so bei T. paniculata, tomentosa und andern. Diese stehen durch Tracheidenstränge in Verbindung mit den Gefässbündeln. Ihre Grösse variirt in der Regel mit der Ausbildung des Blattes. Bei T. paniculata und tomentosa haben sie eine Höhe bis zu 1—2 mm, bei andern z. B. T. Oliveri sind sie oft wenig

[1] *Moeller*, Anatomie der Baumrinde, p. 336.

augenfällig. Diese Nectarien treten aber nicht immer an allen Blättern auf. Ihre Anzahl ist auch verschieden, in der Regel sind es zwei, eins auf jeder Seite, seltener 3—4. Die ausserordentliche Regelmässigkeit, mit der die Gefässe in radialen Reihen in den Blattstielen geordnet sind und die wir bei Laguncularia besprochen haben, findet sich bei allen Terminalien wieder.

Die jungen Triebe und die Frucht sind bei T. belerica u. a. mit Haaren besetzt, die am untern Ende eine blasenförmige Erweiterung, ähnlich wie bei Urtica, aufweisen.

Das Aussehen der Früchte ist äusserst verschieden. Bei T. belerica und T. Chebula ist das Exocarp sehr fleischig, bei T. Wakefieldi dagegen ziemlich dünn. Bei T. belerica besteht das Mesocarp aus wellenförmig verlaufenden Schichten von trockenen, inhaltlosen, verholzten Zellen, abwechselnd mit Schichten von dünnwandigen stärkereichen; in der Regel gibt es fünf Lagen jeder Art. Möglicherweise liegt hier eine rudimentäre Bildung vor, die verholzten Zellen sind vielleicht Reste einer früheren Flügelbildung. Es scheint, dass die Arten, die sonst Gummibehälter haben, auch solche in ihren Früchten enthalten. Besonders auffallend auf Grund ihrer mächtigen Entwicklung sind sie bei T. tomentosa und belerica. Uebrigens ist es unnöthig, auf die Anatomie der Früchte näher einzugehen, da *Schimper*[1] sie zum Gegenstand gründlicher Untersuchung gemacht hat. Er hat besonders nachzuweisen versucht, dass die Früchte mehrerer Terminalien sowohl was ihren Habitus als was ihre anatomischen Verhältnisse anbelangt, sich den Bedingungen, unter denen die Arten leben, angepasst haben.

Die Wurzeln habe ich nur bei T. belerica und zwar bei ganz jungen Pflanzen zu untersuchen Gelegenheit gehabt. Sie sind daselbst excentrisch gebaut, zeigen aber im übrigen die gewöhnliche Uebereinstimmung mit der Struktur des Stammes. Wie in diesem, sind auch hier abwechselnde Holzparenchym- und Holzfaserbänder.

[1] *Schimper*, Die indomalayische Strandflora p. 179 ff.

Conocarpus Gaertn.

Ich bin im Zweifel gewesen, in wie weit wir mit *Baillon* Conocarpus zu der Gattung Terminalia rechnen dürften, da sie sich nicht durch so konstante und entscheidende Merkmale trennen, dass man von einem rein systematischen Standpunkt aus die Aufstellung zweier verschiedener Gattungen vollauf rechtfertigen könnte.

Ein wichtiger Unterschied besteht darin, dass Conocarpus in habitueller Hinsicht beträchtlich von dem Habitus abweicht, den wir bei Terminalia anzutreffen gewohnt sind; der kleine Strauch mit seinen im Sande weit ausgedehnten Wurzeln, seinen dicken lederartigen Blättern und den köpfchenförmigen Blüthenständen ist weit entfernt den Eindruck einer so nahen Verwandtschaft mit genannter Gattung hervorzurufen.

Die secundäre Rinde hat mehrere conzentrisch geordnete Reihen von zusammenhängenden Bastfasern. Ihre Markstrahlen enthalten in der Regel Krystalle. Sie sind im Anfang einreihig, aber in der Nähe des ersten Sklerenchymringes fangen sie an, sich in tangentialer Richtung zu strecken und sich durch Querwände zu theilen, so dass sie in den äussern Rindelagen oft 3—4reihig sind. Die Streckung der äussern Markstrahlen ist sehr bezeichnend für Conocarpus, da sie mit grosser Regelmässigkeit vor sich geht.

Den Kork habe ich immer als Schwammkork befunden. Phelloderm bildet sich nicht. Die Korkinitialen finden ihre Anlage in den subepidermalen Lagen.

Die Wände der Markzellen sind häufig mehr oder weniger verdickt, doch haben wir sie nie sklerotisirt gefunden. Sehr häufig führen sie Drusen von oxalsaurem Kalk.

Wie bekannt, hat Conocarpus nur einen Repräsentanten, C. erecta, der hauptsächlich an dem Meeresstrande des tropischen Amerika und Westafrikas zu Hause ist. Wie bei Laguncularia finden wir auch bei Conocarpus ein auffallend hartes

Holz. Mit der erschwerten Transpiration hängt zusammen, dass die Gefässe sehr eng und wenig zahlreich sind. Parenchym kommt nur in ihrem Umkreis vor. Im Uebrigen besteht das Holz aus einreihigen Markstrahlen und gefächerten einfach getüpfelten Fasern.

Die Blätter zeigen die den Strandpflanzen gewöhnlichen Eigenheiten; die Epidermis ist cuticularisirt, die Spaltöffnungen sind eingesenkt, das Palissadengewebe ist auf beiden Seiten fast gleich stark entwickelt und fast frei von Intercellularen, was auch für das zwischenliegende Parenchym gilt.

In *Martius'* Flora Brasiliensis XIV. 2. p. 102. heisst es:

Folia plerumque subtus in venarum axillis intumescentiam perforatum, probabiliter insecti cujusdam ictu enatam exhibent, qualis etiam in Laguncularia et Lauraceis quibisdam offenditur. Unzweifelhaft ist es eine Drüse, die *Eichler* vor Augen gehabt hat. Dieselbe hat sehr viel gemein mit der bei Laguncularia betrachteten. Gerade wie dort bildet sie grosse Höhlungen in den Blättern, doch zeigt sich der Unterschied, dass das Sekret hier durch die Wände ausgeschieden wird. Diese Drüsen sind nicht zahlreich, sie kommen nur in den Winkeln zwischen dem Hauptnerv und den grössern Seitennerven auf der Unterseite vor. Dagegen ist ihre Grösse auffallend, sie können in der Regel stets mit unbewaffnetem Auge wahrgenommen werden.

Unsere Figur 13, Taf. 1 zeigt uns ein frühes Stadium in der Entwicklung der Drüse. Den Anfang bildet eine Einsenkung der Epidermis in das Blattgewebe. Diese Einsenkung schreitet stetig fort im Verhältniss zum Wachsen des Blattes; zuletzt entsteht die Höhlung, die wir in unserer Figur 14, Taf. 1 dargestellt finden.

Recht häufig sieht man in diesem Raume Trichombildungen, die in ältern Stadien jedoch fast immer wieder verschwunden sind.

Sowohl die ältern wie die jüngern Drüsen haben eine im Vergleich zu der übrigen Blattoberhaut dünnwandige Epidermis. Wenn sie voll entwickelt sind, enthalten ihre Zellen einen bräunlichen Schleim.

Die Früchte stimmen vollkommen mit denen von Terminalia überein. Unter dem Exocarp liegt eine Lage Steinzellen und unter diesen eine mächtige Lage Schwimmgewebe, bestehend aus einzelnen Fasersträngen, die von theils lebenden theils inhaltslosen mit stark verkorkten Wänden versehenen Zellen umgeben sind. Alle von mir untersuchten Früchte waren leer, nach *Bentham* und *Hooker*[1] eine gewöhnliche Erscheinung bei Conocarpus.

Anogeissus Wall.

Theils Sträucher, theils grössere Bäume, alle mit auffallend hartem Holz, welches hauptsächlich aus Holzfasern mit Scheidewänden und einfacher Tüpfelung besteht. Das Parenchym ist nämlich äusserst spärlich vertreten und kommt nur im Umkreis der Gefässe vor. Diese letztern sind bei allen Arten in mehr oder weniger regelmässigen radialen Reihen geordnet, deren Grösse für einzelne Arten recht konstant erscheint. Bei Anogeissus latifolia sind sie immer bedeutend kleiner als bei A. acuminata. (Wenn ich nach meinen Beobachtungen urtheilen darf, ist die von *Nördlinger* als Anog. latifolia bezeichnete Art die letztgenannte).

Die Gefässe besitzen immer eine einfache, in der Regel ganz horizontal gestellte Scheidewand. Gegen die Markstrahlen hin finden sich an der Gefässwand einseitige Hoftüpfel oder einfache Tüpfel. Die Markstrahlen sind immer 1—2 reihig. Bei Anogeissus pendula kommt immer ein sehr schönes Kernholz vor. Bei den übrigen Arten scheint es sehr zu variiren; wahrscheinlich haben die Standortsverhältnisse Einfluss auf die Ausbildung des Kernholzes. Was das Holz angeht, so unterscheidet sich Anogeissus in keinem wesentlichen Merkmal von Terminalia.

[1] Genera Plantarum Vol. I, Pars II, p. 686.

Die sekundäre Rinde schwankt sehr was die Dicke betrifft. Bei Anogeissus latifolia ist sie bis gegen 0,5 cm dick, bei Anog. acuminata bis 2 cm, bei einer Stammdicke von 15 cm.

Sie ist sehr reich an Bastfasern, die in mehr oder minder gestreckten Inseln gruppirt sind und zusammen unterbrochene concentrische Ringe bilden.

Das Parenchym, welches dem Cambium am nächsten liegt, führt zahlreiche krystallhaltige Kammerfasern; je weiter man sich von diesen entfernt, um so mehr nimmt ihre Anzahl ab, zum Ersatz werden sie jedoch immer grösser.

Besonders bei A. acuminata sind sie oft so gross, wie die grössten bei Terminalia tomentosa. Bedeutend kleiner sind sie bei Anogeissus pendula. Bei den erstgenannten können sie in der Regel mit unbewaffnetem Auge wahrgenommen werden. Die Parenchymzellen haben immer kleine Tüpfel und sind mit einem bräunlichen Stoffe gefüllt, der sich zum Theil in Wasser auflöst. Vorzüglich kommt dieses in den äussersten Lagen die auffällig dünnwandig sind, vor.

Die Bastfasern sind mehr oder weniger krumm und haben ein sehr enges Lumen. Steinzellen kommen nicht vor. Die Markstrahlen sind einreihig und führen in der Regel keine Krystalle. Wie bei Terminalia erstrecken sie sich in den äussern Rindelagen nicht in tangentialer Richtung, sie verbleiben einreihig, so lange sie zu beobachten sind. Ueberall, wo sie durch ein Bastbündel hindurchgehen, sklerotisiren sie stark.

Der Kork ist immer Schwammkork und in der Regel mehrere Lagen dick. Selten ist er so wenig entwickelt wie bei Anogeissus pendula, wo er von einigen wenigen Lagen gebildet wird.

Die Blätter sind immer wechselständig.

Im Palissadenparenchym kommen hier und da Krystalle vor.

Am Blattstiel findet man bei den grössern Blättern, — besonders bei A. latifolia — Andeutungen zu extrafloralen Nectarien. Im Uebrigen scheinen sie nicht irgend ein specielles Interesse zu bieten.

Der Kelchtubus hat zwei Flügel, diese wachsen allmählich zusammen, und machen die Frucht zu einer Flügelfrucht. Unter dem Exocarp erstreckt sich eine Lage faserähnlicher Steinzellen. Das eigentliche Mesocarp dagegen besteht aus Parenchymzellen, die sich der Schwefelsäure gegenüber sehr resistent erweisen.

Die Breite der Flügel variirt sehr innerhalb derselben Species und giebt kein Artenmerkmal ab, wie einzelne Verfasser gemeint haben. Ebenso wird mit Unrecht irgend ein Gewicht auf die Länge oder Kürze der Mucro gelegt. Anogeissus leiocarpa G. P. z. B. ist eine Art, die daher mit A. acuminata zu vereinigen ist, sie können durch kein konstantes Merkmal unterschieden werden.

Lumnitzera Willd.

Unsere Untersuchungen beschränken sich auf die beiden Mangrovebüsche, L. coccinea und L. racemosa.

Das Holz zeigt in keiner wesentlichen Hinsicht irgend welche Abweichung von dem von Laguncularia. Die Gefässe sind sehr eng und nicht zahlreich.

Die sekundäre Rinde zu untersuchen habe ich leider keine Gelegenheit gehabt.

Die primäre Rinde besteht aus mehr oder minder collenchymatischen Zellen und einzelnen Steinzellen. Wie bei den meisten Combretaceen, ist sie reichlich mit Gerbsäure versehen.

Die Pericykel ist wenigschichtig, homogen parenchymatisch, obwohl die Zellen hier und da collenchymatisch verdickt sind.

Die Wurzeln sind von *Schimper* eingehend untersucht worden[1].

---

[1] *Schimper*, Die indomalayische Strandflora p. 36.

Sie sind hauptsächlich in horizontaler Richtung ausgebreitet und oft von kolossaler Länge. Sie bilden stellenweise nach oben gerichtete Biegungen bis zu 1 dcm Höhe, welche sich über den Boden in die Luft erheben. Das Phloem besteht aus dünnwandigen Zellen, Siebröhren und Reihen von mehr oder minder konzentrisch geordneten Bastfasern. Ihre Rinde ist stark entwickelt und von einem mehrere Lagen dicken Schwammkork umgeben. Dieser besitzt zahlreiche mächtige Lenticellen, die die Verbindung mit der Atmosphäre herstellen; sie haben so dieselbe Funktion, wie die Lenticellen bei den Luftwurzeln der Avicennia. Ueberhaupt sind diese Biegungen und die letztgenannten Luftwurzeln soweit analog als sie beide im Dienst der Respiration stehen.

Wie bei Laguncularia, sind auch bei Lumnitzera die Blätter in hohem Grade geeignet, eine starke Transpiration zu verhindern. Sie sind isolateral gebaut, die kleinzellige Epidermis ist besonders auf der Oberseite stark cuticularisirt, und die Spaltöffnungen sind etwas gesenkt. Wie so oft bei den Halophyten oder andern Pflanzen, die in einem salzhaltigen Substrat wachsen, sind die Blätter bei Lumnitzera sehr succulent und haben ein stark entwickeltes Palissadenparenchymgewebe, welches beinahe lückenlos ist. Unter diesen finden wir ein mächtiges Wassergewebe mit oft stark verdickten Zellen und mit nur wenigen Intercellularen.

Speichertracheiden finden sich oft in grosser Menge, theils in Verbindung mit einem Gefässbündel, theils wie es scheint allein. Im Blattrand sind zahlreiche kleine Einbuchtungen, während die Spitze einen grösseren Einschnitt zeigt. In diesen Einbuchtungen finden wir überall Reste eines zerstörten Epithems. Die Epidermis ist in der Regel über demselben erhalten geblieben und bedeckt eine Höhlung, die mehr oder minder von Gewebresten angefüllt ist. Wir haben schon bei Laguncularia eine ähnliche Bildung vorgefunden; während jedoch das zerstörte Epithem durch eine Korkschicht von dem übrigen abgegrenzt wurde, setzt sich im vorliegenden Falle die Zerstörung ununterbrochen fort (Taf. I, Fig. 16). An der

Spitze greift diese sogar schliesslich auf die angrenzende Epidermis und die Palissadenzellen über. Man findet oft Oeffnungen, die 1—2 mm lang sind, wie auch unsere Zeichnung Taf. I, Fig 17 zeigt. Die Zerstörung nimmt sehr früh ihren Anfang, wir haben Blätter untersucht, die in ihrer frühsten Entwicklung kaum 1—2 mm lang waren und haben doch schon in der Spitze das erste Anzeichen dazu gefunden (Taf. I, Fig. 18). Am Rande findet sie dagegen erst statt, wenn das Blatt voll entwickelt ist.

Was die Blüthen angeht, so ist nur wenig hinzuzufügen zu dem was *Karsten*[1] schon erwähnt hat, wir haben im Uebrigen nur Gelegenheit gehabt, dieselben bei L. racemosa zu untersuchen. Die Pollenkörner sind hier sehr charakteristisch, da sie in der Regel mit sechs Vorsprüngen versehen sind, die ihnen besonders im Querschnitt ein sehr auffälliges Aeussere geben.

Die Anzahl der bald anatropen bald epitropen Ovula variirt zwischen 2 und 7. Von diesen kommt nur eins zur Entwicklung, obwohl mehrere befruchtet werden können. Früchte mit voll entwickelten Embryonen scheinen eine Seltenheit zu sein, weder *Tulasne*, noch *Schimper*, noch *Karsten* haben solche gesehen. Sie besitzen eine hochgradige Schwimmfähigkeit, da ihr Mesocarp aus stark verholzten, luftgefüllten Zellen besteht und von zahlreichen Sklerenchymfasern durchgezogen ist, welche letztern in hohem Grade dazu beitragen, dem Pericarp Festigkeit zu geben. *Schimper* hat Früchte mitgebracht, die am Strande gesammelt und durch die Meeresströmungen überführt worden waren. Der äusserste Theil war allmälig gänzlich abgeschlissen, während der innere Theil durch den Schutz der Faserstränge vollständig erhalten war.

Guppy hat auf den Kokosinseln, wo Lumnitzera nicht vorkommt, unter verschiedenen Treibfrüchten auch diese vor-

[1] Ueber die Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel (Bibliotheca botanica, Heft 22) p. 24.

gefunden, ein Umstand, welcher zeigt, dass die Früchte gegen den Einfluss des Wassers ziemlich widerstandsfähig sind.

Nach *Solereder*[1] soll Lumnitzera collaterale Gefässbündel besitzen. Dies ist nicht der Fall, sie sind hier wie bei den andern Combretaceen bicollateral.

Laguncularia Gaertn.

Die Gattung Laguncularia besteht nur aus einer Art, der strauchigen Laguncularia racemosa Gaertn.

Ihre Ausbreitung beschränkt sich ungefähr auf die Ostküste des tropischen Amerika und die Westküste des tropischen Afrika, in welchen Gegenden sie, wie bekannt, einen der Hauptbestandtheile der Mangrovewälder ausmacht. Gewöhnlich nimmt sie in den Mangroven Brasiliens den innersten Platz ein, während Rhizophora Mangle die Aussenseite nach dem Wasser zu bildet, und Avicennia tomentosa in der Mitte sich befindet[2].

Die chemische Zusammensetzung und physikalische Beschaffenheit des Substrats, sowie die übrigen eigenthümlichen äusseren Verhältnisse, die in diesen Gegenden herrschen, haben gewiss mehr wie alles Andere zu den mannigfachen Eigenheiten in der Histologie der Laguncularia beigetragen.

Die Untersuchung des Holzes ist hauptsächlich an einem 20 cm dicken von Herrn Dr. *Schenck* aus der Umgebung von Rio de Janeiro mitgebrachten Stamm vorgenommen. Der Holz-

---

1 *Solereder*, l. c. p. 124.

2 *Schenck*, Flora 1889 p. 83.

körper besteht aus Gefässen, Holzfasern, Holzparenchym und Markstrahlen.

Der Umstand, dass sowohl die Fasern wie die Gefässe sehr englumig sind, sowie dass das Parenchym nur im Umkreis der grösseren Gefässe und zwar sehr spärlich vorkommt, hat dem Holze einen hohen Grad von Härte verliehen.

Die Gefässe kommen in der Regel einzeln vor, seltener zu mehreren zusammen vereinigt. Ihre Weite wechselt zwischen 0,01 und 0,07 mm. Die Perforirung ist immer einfach und die ursprüngliche Scheidewand mehr oder minder wagerecht. Die Markstrahlen sind immer 1—2 reihig, gegen die angrenzenden Gefässe haben sie immer einseitige Hoftüpfelung.

Sowohl *Strasburger*[1] wie *Hartig*[2] nehmen an, dass die Weitlumigkeit der tracheidalen Elemente des Holzkörpers ein Zeichen für die bessere Leitungsfähigkeit des Holzes oder vielleicht für das Bedürfniss des Baumes nach einer erleichterten Zufuhr grösserer Wassermengen sei. Dass die Weite der Gefässe in sehr genauem Verhältniss zu dem Saftstrome steht, geht in manchen Fällen deutlich hervor aus dem grossen Unterschied zwischen den sich im Herbst und im Frühjahr bildenden Gefässen. Je grösser die Transpirationsmenge ist, um so stärker entwickeln sich im Verhältniss die wasserleitenden Elemente, und je geringer dieselbe ist, um so kleiner oder an Anzahl geringer gestalten sich die Gefässe. Wir finden hierin eine Erklärung für die häufig so engen Gefässe der Mangrovepflanzen. Diejenigen der Laguncularia haben wir schon betrachtet, bei Conocarpus, Lumnitzera, Rhizophora u. a. ist das Verhältniss völlig dasselbe. Bei anderen Mangrovepflanzen sind die Gefässe gewiss nicht auffällig eng, dagegen sind sie im Vergleich zu den übrigen Elementen oft merkwürdig spärlich vertreten. Von den vielen Beispielen in dieser Hinsicht seien Erythrina indica, Sonneratia acida, Gyrocarpus Jacquini, Hibiscus tiliaceus angeführt.

[1] *Strasburger*, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen p. 951.

[2] *Hartig*, Allg. Forst- und Jagd-Zeitung 1889, p. 403.

Wir dürfen nämlich nicht vergessen, dass hier die Wasserversorgung durch den hohen Salzgehalt des Substrats beträchtlich erschwert ist. *Schimper*[1] hat durch genaue physiologische Versuche nachgewiesen, dass der letztere in hohem Grade eine Verminderung der transpirirenden Oberfläche bedingt, indem die Blätter kleiner und dicker werden und weit unbedeutendere Intercellularen als auf gewöhnlichem Boden enthalten.

Schimper hat mit seiner Annahme, dass den auf Salzboden vegetirenden Pflanzen aus der anatomischen Veränderung besonders der Blattstruktur ein direkter Nutzen erwachse, unzweifelhaft das Richtige getroffen: ein zu rascher Saftstrom könnte leicht zur Folge haben, dass den Blättern zu grosse Mengen Salz zugeführt würden, wodurch nach und nach ein schädlicher und relativ koncentrirt salzhaltiger Zellsaft hervorgerufen werden könnte. Wie die Sache jetzt liegt, bildet die Herabsetzung der Transpiration somit einen Regulator für die Zufuhr der Bodensalze.

Es ist uns nicht entgangen, dass verschiedene Bäume, welche auf sumpfigen, aber nicht salzhaltigen Stellen oder an anderen Oertlichkeiten wachsen, die nicht an und für sich Mittel gegen die Transpiration zu bedingen scheinen, zuweilen auch ein auffallend hartes Holz mit engen Gefässen aufweisen. Wir erinnern bloss an Jacaranda filicifolia, welche an den sumpfigsten und wasserreichsten Plätzen wächst. Es kann daher von Interesse sein, zu untersuchen, ob nicht auch hier Faktoren auftreten, welche die Wasserversorgung erschweren, eine Möglichkeit, welche um so näher liegt, als wir bei verschiedenen unserer eigenen Sumpfpflanzen solche Einrichtungen vorfinden, welche man vom gewöhnlichen Standpunkte aus allgemein als Mittel zur Herabsetzung der Transpiration auffasst. Von den vielen Beispielen erwähnen wir nur die lederartigen Blätter von Ledum palustre, Oxycoccus, die filzhaarigen Blätter

[1] *Schimper*, Botanische Mittheilungen aus den Tropen. Heft 3.

bei mehreren in Sümpfen wachsenden Salices, die vertieften Spaltöffnungen mancher Carices u. s. f.

Die primäre Rinde ist von kurzer Dauer. Unter ihren dünnwandigen Epidermiszellen finden wir eine Lage gleichfalls dünnwandiger Parenchymzellen. Das Pericykelsklerenchym besteht aus mehr oder minder zusammenhängenden kleinen Gruppen von Fasern. Das Pericykelparenchym tritt nur wenig hervor, da das Cambium sich beinahe unmittelbar anschliesst.

In der sekundären Rinde sind auch die meisten Elemente dünnwandig bis auf die Bastfasern.

Die Markstrahlen im secundären Phloem sind einreihig. Das Bastparenchym enthält hier und da kleine Krystalle von oxalsaurem Kalk.

Das Periderm entsteht bei Laguncularia in der subepidermalen Lage; in der Regel bilden sich die Initialen in der dritten oder vierten Zellenlage. — Der Kork ist stets Schwammkork. — Man hat Zweifel gehegt, ob Laguncularia bicollaterale Gefässbündel besitze. Bei dem vorzüglichen Spiritusmaterial, das mir von Herrn Professor *Schimper* zur Verfügung gegestellt wurde, ist es mir geglückt, auf Längsschnitten junger Triebe innern Weichbast mit deutlichen Siebplatten zu konstatiren.

Die Blätter sind dunkelgrün, glänzend und lederartig, in der Regel gegenständig und nur höchst selten zu dreien in einem Wirtel gruppirt.

Vom Stamme führen ein grosses Gefässbündel und zwei kleinere in den Blattstiel. Das mittlere und grössere ist im Anfang rund, nimmt jedoch allmälig im Durchschnitt mehr oder weniger Halbmondgestalt an. Die zwei kleineren und lateralen sind im Durchschnitt beinahe kreisrund. Im Beginn sind alle drei ziemlich entfernt von einander, höher oben im Blattstiel nähern sie sich jedoch, um dann später wieder etwas auseinander zu gehen.

Die Anordnung im Medianstrang ist folgende: Nach unten liegt das Phloem, nach oben das Xylem, dessen Elemente in

einem auffälligen Grade in regelmässigen Reihen geordnet sind. Da die Blätter mehrjährig sind, so nimmt das Xylem jedes Jahr an Mächtigkeit zu, die neuen Elemente ordnen sich auf dieselbe Weise, wie die im ersten Jahre gebildeten, doch ist eine Grenze zwischen den einzelnen Jahrgängen für mich nicht merkbar gewesen.

An das halbmondförmige Xylem lagern sich nach innen einige dünne Stränge von dünnwandigem weichbastähnlichem Gewebe an, doch habe ich niemals Siebröhren in denselben nachweisen können. Im Uebrigen ist der halbmondförmige Innenraum erfüllt von mehr oder minder collenchymatischen Parenchymzellen.

Das Parenchym in der Umgebung des Blattstielbündels, welches die Hauptmasse des Blattstiels ausmacht, ist nur wenig collenchymatisch und hat oft ziemlich grosse Intercellularen.

Was das Blatt weiterhin betrifft, so ist es isolateral gebaut, was mit seiner senkrechten Stellung zusammenhängt.

Es giebt eigentlich keinen Unterschied zwischen der Epidermis der Ober- und Unterseite, sie besteht aus kurzen und viereckigen Zellen, ihre Aussenwände sind dick und bei den ältern Blättern cuticularisirt. Das Palissadenparenchym ist auf der Unter- und Oberseite ungefähr gleich stark vertreten, und liegt eng aneinander geschlossen. Es macht zusammen mehr als $^3/_4$ von der Dicke des Blattes aus. Das wenig hervortretende Schwammparenchym weist einzelne kleinere Intercellularen auf. Die Zellen des Blattrandes sind in der Regel mehr oder weniger cuticularisirt.

Die Spaltöffnungen sind sowohl auf der Ober- wie der Unterseite etwas eingesenkt. Der oberste Theil des Blattstiels besitzt in der Regel zwei extraflorale Nectarien von ungefähr derselben Structur wie diejenige der Terminalia. Da wir sie dort eingehender behandelt haben, wollen wir uns hier nicht des Längern aufhalten. Uebrigens sind sie insofern verschieden von derjenigen der Terminalia, als der Theil, welcher innerhalb des Blattstieles liegt, durch eine 2—3 Zellen breite

Korklage vom Parenchym getrennt wird. Sie stehen auch durch tracheidale Elemente in Verbindung mit den nächst gelegenen Gefässbündeln, und zwar mit den zwei lateralen.

Ein grösseres Interesse knüpft sich an eine Drüse, die in grosser Menge besonders auf der Oberfläche des Blattes vorkommt.

Ihre Entwicklungsgeschichte geht vielleicht am klarsten aus unseren Zeichnungen hervor (Taf. I, Fig. 1—7). Die ersten Spuren finden wir in Blättern, die in ihrer frühsten Entwicklung stehen und auseinandergefaltet kaum 1—2 mm Länge haben. Die Drüse ist entstanden aus einer einzigen Epidermiszelle, die langsam heranwachsend zahlreiche Theilungen nach allen Richtungen des Raumes erleidet. Ihre endgültige Struktur und volle Grösse erreicht sie sehr frühzeitig und lange vor dem übrigen Theil des Blattes. In dem Masse, als die Entwicklung des Blattes vorschreitet, senkt sich die Drüse tiefer und tiefer in das Parenchym desselben hinein, bis sie davon vollständig umgeben ist; nur durch einen schmalen Kanal steht der die Drüse umschliessende Hohlraum, welcher die Gestalt einer römischen Ampulla im Kleinen hat, mit der Atmosphäre in Verbindung. Die Wände nehmen beträchtlich an Dicke zu, und zwar besonders in dem besprochenen Kanal.

Was die Drüse selbst angeht, so scheidet sie einen bräunlichen, vielleicht zuckerhaltigen Stoff aus, der den schwächeren Reaktionen gegenüber ziemlich widerstandsfähig ist. Vollständig lösen lässt er sich nur durch die *Schulze*'sche Mischung und zwar erst, wenn das Präparat erwärmt worden ist.

Nicht weniger interessant sind andere Oeffnungen auf der untern Fläche der Blätter von Laguncularia. Dem unbewaffneten Auge erscheinen dieselben in der Gestalt kleiner braunen Punkte von einem Durchmesser bis zu 1 mm. Sie kommen am häufigsten in geringer Entfernung vom Blattrande vor und stets in der Nähe eines grössern Nerven.

Diese Oeffnungen, von denen unsere Fig. 10, Taf. I ein Bild giebt, sind Reste von Epithemen, die dadurch, dass eine

Korklage sie allmälig von dem übrigen Gewebe abgetrennt hat, ausser Funktion gesetzt worden sind. Die Entwicklungsstadien zeigen, dass die noch nicht ausgebildeten Blätter völlig normale Epitheme haben, welche sich durch geringere Grösse ihrer Zellen und ihrer Wasserporen auszeichnen. Leider hat mir mein Material nicht gestattet zu untersuchen, ob die Nerven als Gefässe oder als Tracheiden endigen (Taf. I, Fig. 9). Nachdem sich die Korklage ganz entwickelt hat, wird das Epithem nach und nach zerstört, und es bildet sich zuletzt, wie unsere Figur zeigt, eine vollständige Höhlung.

Längs dem Blattrande findet sich dieses Epithem weit häufiger, aber es ist hier bedeutend kleiner und seine Form ist eine mehr trichterförmige. Diese nur durch die Stellung bedingte Variante ist im Princip von derselben Struktur wie die oben beschriebene.

In der Regel sind die Nervenenden von grossen runden Tracheiden umgeben. Diese „Speichertracheiden“[1] oder „réservoirs vasiformes“[2] sind ausserordentlich zahlreich. Es finden sich alle Uebergangsstadien, indem bald eine Palissadenzelle, bald eine Parenchymzelle diese Form annimmt (Taf. I, Fig. 15).

Diese Speichertracheiden kommen auch oft allein im Mesophyll vor, ohne irgend welche Verbindung mit den Gefässbündeln, besonders häufig scheint dies in der Nähe des Blattrandes der Fall zu sein. Im Uebrigen wird ihre Entwicklung, Gestalt und Zahl in ziemlichem Grade von den lokalen Verhältnissen, in denen die Pflanze lebt, abhängig sein. Ich habe von Kew Gardens kultivirte Exemplare erhalten, die beinahe keine Speichertracheiden aufweisen. Die Beobachtung stimmt auch mit denen überein, welche *Schimper*[3] in Buitenzorg angestellt hat.

Sowohl *Schimper* als auch *Heinricher* und *Vesque* sehen

[1] *Heinricher*, Bot. Centralblatt 1885, Nr. 27, p. 25.

[2] *Vesque*, L'espece végétale considerée au point de vue de l'anatomie comparée etc. (Ann. des Sc. Nat. Bot., 6. sér., 1882.)

[3] *Schimper*, Die indomalayische Strandflora p. 13.

die Speichertracheiden als Reservoire und als Schutzmittel gegen Wassermangel an.

Die Frucht ist eine Schliessfrucht und zwar eine nussförmige. Sie ist oval, bis 3 cm lang, gelbgrün und mit lederartiger Schale. Von den beiden Ovula kommt nur das eine zur völligen Entwicklung.

Beide Integumenta sind mit dünnen Zellwänden versehen. Sobald der Embryo anfängt, sich aus der Eizelle zu entwickeln, füllt das äussere Integument sich mit einem bräunlichen, stark gerbstoffhaltigen Schleim.

Einige Integumentzellen vereinigen sich an gewissen Stellen, indem die Querwände durchbrochen werden, und es bilden sich sackförmige Erweiterungen, die an Grösse zunehmen, in dem Masse, als der Nucellus resorbirt wird. Nach und nach werden sie jedoch zurückgedrängt und nehmen ihre frühere Stellung ein, indem der Embryo heranwächst.

Wie bekannt bilden in der Regel die Integumenta die spätere Samenschale. Sie werden nicht resorbirt, sondern ihre Zellen theilen sich weiter im Verhältniss zu der Grösse des Embryos.

Bei Laguncularia kann keine neue Zellenbildung stattfinden, da durch alle die Veränderungen, denen die Zelle ausgesetzt gewesen, alles Protoplasma vernichtet worden ist, nichts desto weniger fungiren auch hier die Integumenta auf dieselbe Weise.

Die erwähnten sackförmigen Erweiterungen sind nämlich in hohem Grade dehnbar, so dass sie sich vollständig dem heranwachsenden Embryo entsprechend ausdehnen können. Auf Grund dieser Thatsache finden wir in der reifen Samenschale auffallend grosse Epidermiszellen. Diese Epidermiszellen behalten allen ihren Schleim.

In den reifen Samen finden wir unter den Samenschalen ein gelbes Pulver, welches die Reste vom Nucellus darstellt.

Was nun die Fruchtschale angeht, so hat das Exocarp

parenchymatische und das Endocarp prosenchymatische Zellen. Diese Zellen sind verdickt und der Schwefelsäure gegenüber widerstandsfähiger als das Mesocarp; Ligninreactionen zeigen sie jedoch nicht.

Das Mesocarp besteht aus Parenchymzellen mit grossen luftführenden Intercellularen, welche die Schwimmfähigkeit der Frucht bedingen (Taf. I, Fig. 8).

Schimper macht darauf aufmerksam, dass die Fruchtschale so weich sei, dass sie der Reibung, welcher die Samen und die Früchte der Drift auf dem Strande ausgesetzt sind, kaum widerstehen möchte. Wir haben keine Gelegenheit gehabt, mit lebenden Samen von Laguncularia Versuche anzustellen, bei Crambe maritima, Cakile und mehreren andern Halophyten unter den Cruciferen kommt jedoch ein ähnliches Schwimmgewebe vor, durch welches das Wasser sehr schnell eindringt, so dass sie keine längern Strecken zu funktionieren vermögen.

Die Keimblätter sind reich an Chlorophyll. Dr. *Schenck* stellte mir bereitwilligst Früchte zur Verfügung, die zum Theil am Baume selbst gekeimt hatten. Nach seinen Beobachtungen scheint es jedoch nicht gewöhnlich so zu sein.

Die Cotyledonen sind stark entwickelt und rollen sich cylinderartig um das hypocotyle Glied. Letzteres tritt stark, oft 1,5 cm weit, hervor. Die Radicula und die Plumula sind dagegen wenig entwickelt.

Eichler hat durch ein merkwürdiges Versehen in seiner Besprechung von Laguncularia in der Flora Brasiliensis[1] die Plumula und das hypocotyle Glied verwechselt. Er sagt nämlich: Cotyledones crasse foliaceae, circa plumulam elongatum, cylindricam, circuitus sub unico convolutae.

Die diesen Angaben entsprechenden Zeichnungen sind ebenfalls unrichtig, indem sie das Missverständniss weiter illustriren.

Die Laguncularia zeichnet sich durch die merkwürdige

[1] *Martius*, Flora Brasiliensis XIV, 2.

Bildung „aërotropischer Wurzeln“ aus. Dieselben finden eingehende Behandlung von *Schenck* in seiner Arbeit: „Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa“. Es möchte daher überflüssig erscheinen, dieselben zum Gegenstand eingehender Untersuchung zu machen.

In dem Material, welches mir der genannte Verfasser zur Verfügung stellte, bestanden die Wurzeln aus einem markführenden axilen Strang, der in einer mächtigen Lage sekundären, von grossen Intercelluaren durchzogenen Phloems eingehüllt war. Diese Intercellularen nehmen an Grösse zu, je mehr wir uns der Peripherie nähern. Um die Aussenseite des Phloems legen sich mehrere Schichten Korkzellen an.

Die biologische Bedeutung der aerotropischen Wurzeln sehen wir mit *Schenck* und *Goebel* darin, dass sie den im zähen, sauerstoffarmen Schlamm kriechenden Wurzeln der genannten Bäume ermöglichen, mit der Atmosphäre in Kontakt zu treten, also wie *Schenck* sagt: „den Sauerstoff zu vermitteln“.

Combretum Linn.

Viele Combreta sind Lianen und zeigen die bei Schlingpflanzen gewöhnlichen Eigenschaften des Holzes. So fällt hier bei allen untersuchten Arten im Querschnitt die bedeutende Weite der Gefässe auf, die einen Durchmesser bis zu 0,48 mm erreichen. Bei den übrigen Combreta, die nicht zu den Lianen zählen, schwankt die Weite zwischen 0,08 und 0,25 mm. In der Regel sind die Gefässe von holzparenchymatischen Elementen umgeben. Nur ausnahmsweise verbindet ein holzparenchymatisches Band zwei oder mehrere Gefässe. Das Parenchym bildet jedoch nie lange Bänder, die, wie bei einzelnen Termi-

nalien mit den Holzfasern abwechseln, nur bei Combretum truncatum scheint eine Neigung hierzu zu bestehen.

Die Holzfasern sind häufig ziemlich verschiedenartig; bei einzelnen Arten sind sie bemerkenswerth durch ihre vollständig bastfaserähnliche Ausbildung und zeigen eine innere Verdickungsschicht, die das Lumen fast zum gänzlichen Schwinden verengt hat. Diese Schicht ist besonders auffallend bei der Färbung mit Chlorzinkjod, sie nimmt dann eine röthliche Farbe an, während zugleich das Parenchym stark hervortritt.

Eine Sonderstellung scheint C. decandrum einzunehmen, welches deutliche Fasertracheiden als Grundmasse des Holzes aufweist und so eine Ausnahme von den Combretaceen im allgemeinen bildet. Sonst machen gewöhnliche Holzfasern den hauptsächlichsten Theil aus; zuweilen führen sie feinkörnige Stärke und in einzelnen Fällen auch Krystalle (C. truncatum, extensum u. a.). — Das grösste Interesse knüpft sich, was das Holz anbelangt, an C. salicifolium, einen Strauch, der im südlichen Afrika zu Haus ist. Wie bei mehreren Combretaceengattungen findet sich hier interxyläres Phloem, doch ist es auf eine andere Weise gebildet, als bei Strychnos. Da der vorliegende Fall von grösserem Interesse ist, wollen wir in Kürze die frühern Untersuchungen über den holzständigen Weichbast mittheilen. Die ersten Beobachtungen sind von *Fritz Müller*[1]. Er fand bei einer brasilianischen Strychnos das Holz von isolirten Gruppen weichen Gewebes durchbohrt, doch blieb ihm, da er keine Gelegenheit hatte, ihre Entwicklungsgeschichte zu untersuchen, ihre Beschaffenheit unklar. *De Bary* wies nach, dass diese Gruppen hauptsächlich aus Bastparenchym und Siebröhren bestanden, jedoch ging er fehl in der Erklärung ihrer Entwicklung. Er sagt nämlich: „Geeignete Entwicklungsstadien zeigen leicht, das diese holzständigen Siebstränge von der Cambiumzone nach innen zu abgeschieden werden“[2]. Man darf übrigens

[1] *Fritz Müller*, Bot. Zeitung 1886. Ueber das Holz einiger um Desterro wachsender Kletterpflanzen.

[2] *De Bary*, Vergleichende Anatomie p. 596.

nicht vergessen, dass sein lebendes Material nur aus Trieben bestand, die bis 1 mm dick waren und deren Holzring bloss 10—12 Elemente auf dem Querschnittradius zählte; im übrigen war er auf getrocknete Stamm- und Aststücke angewiesen. *Hérail*[1]) war der erste, der den richtigen Zusammenhang erkannte und seine Auffassung ist sehr verschieden von derjenigen *De Bary*'s. Das Hauptresultat seiner Untersuchungen war, dass die Produktion des äussern sekundären Phloems im Anfang sehr langsam vor sich geht; wenn der Stamm zwei Jahre alt ist, wird die äusserste Holzlage hier und da gebuchtet und diese Einbuchtungen sind gefüllt mit kleinen Phloemgruppen, die den spätern holzständigen Weichbast bilden. Dieser ist normal gebildet auf der äussern Seite eines Cambiums, das auf seiner Innenseite die Holzbildung einstellt. Nachdem das Cambium eine Gruppe fertig gestellt hat, bildet sich auf der Aussenseite desselben ein neues Cambium, das sich in gerader Linie vom Anfang bis zum Ende der Einbuchtung erstreckt. Man hat so gleichzeitig mehrere funktionirende Cambien, ein Aussencambium und andere den eingeschlossenen Phloemgruppen angehörige. Wir haben nur Gelegenheit zur Untersuchung von Strychnos triplinervia gehabt. Einen ganz schlagenden Beweis dafür, dass diese Gruppen durch eine centripetale Thätigkeit des Cambiums entstanden sind, hat man darin, dass die Parenchymzellen, die zu innerst liegen, in regelmässigen radialen Reihen geordnet sind, während die äussersten und ältern regellos liegen. Wie wir sehen, geht die Bildung des holzständigen Weichbastes bei Strychnos auf die entgegengesetzte Weise vor sich, als *De Bary* glaubte. — Ausser *Hérail* hatten auch *Scott* und *Brebner*[2] die Entwicklung der „Phloem islands" bei Strychnos untersucht und sind unabhängig von des Ersteren Arbeit zu demselben Resultat gekommen. Ausserdem haben sie gefunden, dass die Weichbastgruppen zu wachsen fortfahren, nachdem sie im Holz eingeschlossen sind, das

[1] *Hérail*, Étude de la tige des Dicotyledones. Ann. sc. nat. Bot 7, sér. II, 1885.

[2] On the anatomy and histogeny of Stychnos. Annals of Botany III 1889.

Cambium derselben noch eine zeitlang seine Thätigkeit fortsetzt und neue Bastzellen und Siebröhren bildet, was wiederum zur Folge hat, dass das ältere Phloem allmälig obliterirt wird.

Auch in einer anderen Arbeit haben *Scott* und *Brebner*[1] die Phloemgruppen bei Strychnos zum Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht. Hier finden wir unter anderem folgende Behauptung: „In plants like Strychnos or Salvadora these (die Phloemgruppen) are no sooner formed then they become imbedded in the dense wood and are cut of from all direct communication with the Cambium". Dies ist indessen durchaus nicht der Fall. Durch die Markstrahlen stehen die Phloemäste nämlich in Verbindung mit einander; die dem Cambium am nächsten liegenden stehen in direkter Verbindung mit diesem. In unserer Fig. 2, Taf. II haben wir eine Darstellung davon gegeben. Die die Verbindung herstellenden Stränge verlaufen radial in Markstrahlen eingebettet. Unsere Fig. 19, Taf. I zeigt eine solche Verbindung im Querschnitt.

Ein Markstrahl umschliesst wie eine Röhre das Phloemparenchym und die Siebröhren. Diese letzteren treten nur selten in direkte Verbindung mit den Markstrahlzellen, da eine Lage Parenchymzellen sie in der Regel von diesen scheidet. Diese Verbindungen geben eine schöne Anlogie ab zu den eiweissführenden Bastmarkstrahlzellen bei Coniferen.[2]

Einen anderen Typus finden wir bei Stigmatophyllum u. a., die von *Schenck*[3] untersucht sind. Bei diesen wächst der Holzkörper mit normalem Cambium in die Dicke, das Holz ist sehr reich an zartwandigem unverholztem Holzparenchym, in welchem in einer gewissen Entfernung vom Cambium nachträglich Stränge von Siebröhren differenziert werden. Diese Stränge wachsen mit zugehörigen Cambiumstreifen in die Dicke und führen zu einer Zerklüftung des Holzkörpers.

[1] On the Internal Phloëm in the Root and Stem of Dicotyledons. Ann. of Bot. V, 1891.

[2] *Strasburger*, l. c. 73.

[3] *Schenck*, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. II. Theil.

Scott und *Brebner* haben gezeigt, dass dieser Typus auch in der Uebergangszone zwischen Wurzel und Stengel bei Asclepias obtusifolia Mtt. und bei Thladianthia dubia Bunge vorkommen, und zwar im ersteren Falle teilweise, im letzteren dagegen durch nachträgliche Differenzirung.

Den dritten Typus finden wir bei mehreren Combretaceen. Wir haben besonders Combretum salicifolium untersucht. In ganz jungen Trieben (von 1 mm im Durchmesser) finden wir folgende Elemente: Eine dünnwandige Epidermis, eine Lage mit mehr oder minder collenchymatischen Zellen, darauf Pericykelsklerenchym und Parenchym. Innerhalb des letzteren liegt die Phloemzone, die weder jetzt noch später irgend eine Anomalie zeigt, sondern immer aus Bastparenchym und Siebröhren besteht, wozu, wenn der Stamm älter wird, auch Bastfasern und Krystallkammerfasern hinzukommen. Wenn der Stamm etwas über 1 mm dick geworden ist, scheidet das Cambium auch hier und da nach innen Siebstränge ab, zugleich finden wir, wie oben schon angedeutet, auch eine Vermehrung der Elemente der äusseren Siebgruppen, was nach *de Bary* bei Strychnos nicht der Fall ist. Allmälig treten so auch hier Weichbastinseln auf und zwar sind dieselben auf dieselbe Weise entstanden, wie es *de Bary* bei Strychnos sich vorgestellt hat. Im Querschnitt sind dieselben bald bandförmig, bald rundlich. Sie sind unregelmässig durch das ganze sekundäre Holz zerstreut, oft so, dass zwei oder mehrere Markstrahlen hindurchgehen. Durch die jüngeren Phloeminseln führen die Markstrahlen in gerader Linie hindurch; aber im Verhältniss als die Siebröhren obliterirt werden, erscheinen sie seitlich verschoben, in einzelnen Fällen wird sogar nach und nach die Verbindung zwischen den einzelnen Markstrahlzellen völlig abgebrochen. Die Siebröhren grenzen nie unmittelbar an das Holz an, sie sind stets durch eine oder mehre Reihen von Bastparenchym oder auch häufig durch gefächerte krystallführende Kammerfasern davon geschieden. Mit den angrenzenden Markstrahlen communiciren die Geleitzellen vermittelst feiner Tüpfel, bei den Siebröhren habe ich ebensowenig Tüpfelver-

bindung mit den Markstrahlen als mit den Geleitzellen constatiren können. Die ausserordentliche Leichtigkeit, mit der man in diesen Weichbaststrängen das erwähnte Verhältniss der Siebröhren und Geleitzellen zu einander nachweisen kann, lässt sie als günstiges Objekt erscheinen, wenn es gilt, diese von *Strasburger* für alle Fälle aufgestellte Regel zu bekräftigen. Sie findet, wie bekannt, ihre Erklärung darin, dass die Siebröhren die Stoffe leiten, die sie auf weitere Strecken hinführen, während die Geleitzellen den Inhalt der Siebröhren in sich aufnehmen, um ihn in passender Form an die angrenzenden Elemente zu übertragen.[1]

Bei Strychnos bildeten die Zellen, die zu innerst lagen, und die so zuletzt ausgebildet waren, in radialen Reihen gerade Linien und eine Fortsetzung der Holzelemente und der Cambiumzellen; hier ist es umgekehrt, die centrifugalen Zellen sind zuletzt gebildet und nur sie bilden gerade Reihen. Die Phloemparenchymzellen sind alle auffallend dünnwandig. Die Siebröhren grenzen nie direkt an die Holzelemente, sondern sind stets durch eine oder mehrere Lagen Parenchym geschieden. Sowohl die Siebröhren wie die Geleitzellen haben in diesen holzständigen Weichbastgruppen eine normale Länge, nur in den Verbindungen zwischen den Gruppen werden sie bedeutend kleiner und oft breiter. Unsere Fig. 6, Taf. II stellt dieses Verhältniss dar und unsere Fig. 7, Taf. II zeigt im Querschnitt einen Verbindungsstrang zwischen zwei Phloemgruppen. Diese stimmen in Allem überein mit dem was wir schon bei Strychnos beschrieben haben und sie werden daher hier nicht weiter berührt werden. Wie wir schon besprochen haben, sind *Scott* und *Brebner* überzeugt davon, dass das Cambium, nachdem es im Holz eingebettet ist, zu funktioniren fortfährt, deshalb, weil in den älteren Phloemgruppen in der Regel obliterirte Siebröhren vorkommen, die dann durch den Druck, den die neugebildeten Elemente ausüben, zusammengepresst sein sollen.

---

[1] *Strasburger*, l. c. 474–475.

Bei Combretum salicifolium finden sich hingegen ebenfalls obliterirte Siebröhren, obgleich die Gruppen kein Cambium haben und jede Neubildung ausgeschlossen ist. Hier sind sie augenscheinlich dadurch entstanden, dass einzelne Zellen sich zu stark ausgeweitet haben. Unsere Fig. 5, Taf. II zeigt eine eingeschlossene Phloemgruppe, wo sich die Siebröhren auf Kosten der Markstrahlen ausgeweitet haben. Es ist dies oft noch mehr hervortretend, als auf unserer Zeichnung, und nicht selten werden die Markstrahlzellen von einander getrennt. In unserer Fig. 7 Taf. II sehen wir Phloem mit obliterirten Siebröhren dargestellt; welche Elemente sich dort ausgeweitet haben, lässt sich schwer entscheiden. wahrscheinlich sind es die zuletzt gebildeten Siebröhren.

Auffallend ist die Neigung der Siebröhren, die Geleitzellen so anzulegen, dass sie in Berührung mit einem Markstrahl kommen. In der Regel gehören zu einer jeden Siebröhre mehr als eine Geleitzelle, häufig bis zu drei, und wir haben Beispiele beobachtet, wo dieselben alle an Markstrahlen anstossen. Bastfasern haben wir in diesen holzständigen Weichbastgruppen nie nachweisen können. Dagegen sind sie sehr reich an gefächerten, oxalsauren Kalk haltigen Kammerfasern.

Die meisten Combreten mit lederartigen Blättern sind bemerkenswerth wegen ihres eigenthümlich verzweigten mechanischen Systems. Das Sklerenchym der Gefässbündel läuft nämlich oft von diesen aus und entfaltet sich netzförmig unter der Epidermis, sowohl an der Ober- als der Unterseite. Im Querschnitt haben diese Blätter ein sehr auffallendes Aussehen. Fig. 9, Taf. II stellt dasselbe dar. Ebenso zeigt uns die Fig. 8, Taf. II, wie von oben gesehen das Sklerenchym unter der Epidermis verläuft. Ausser bei C. salicifolium, haben wir diese Eigenthümlichkeit besonders bei einer Anzahl der brasilianischen dickblätterigen Arten vorgefunden, z. B. bei C. phaeocarpum, C. elegans, laurifolium, C. obtusifolium, C. Jacquini.

Wie alle übrigen Combretaceen hat auch Combretum bicollaterale Gefässbündel. Bei einzelnen Arten, wie bei C. latifolium, bilden sich im Mark zwischen dem Holz und dem

Siebtheil Gruppen sklerotisirter Zellen, die im Querschnitt oft eine täuschende Aehnlichkeit mit Holzfasern haben. Bei einzelnen Arten wie bei Combretum (Poivrea) bracteatum kommt dieselbe Bildung von Dornen vor, die wir bei Quisqualis besprochen haben, ein Umstand, auf den übrigens auch *Treub*[1] aufmerksam gemacht hat.

Quisqualis Linn.

Das Mark hat immer sehr dünnwandige Zellen, oft findet man in diesen oxalsaure Kalkkrystalle.

Quisqualis hat ein sehr deutliches markständiges Phloem, das einen zusammenhängenden Ring um das Mark bildet.

Das Holz besteht hauptsächlich aus einfach getüpfelten Fasern, hin und wieder zeigen jedoch die Tüpfel eine Neigung zur Hofbildung. Die Holzfasern sind wie die Gefässe auffallend weitlumig. Die letztgenannten haben stets mehr oder weniger schräg gestellte Scheidewände. Parenchym kommt nur in der Umgebung der Gefässe vor.

Die Markstrahlen sind 1—5reihig.

Das Parenchym der primären Rinde besteht in der Hauptsache aus dünnwandigen Zellen, nur unter der Epidermis sind sie kollenchymatisch verdickt.

Der Pericykel ist heterogen.

Die sekundäre Rinde erreicht nur geringe Breite und ihre Parenchymzellen sind dünnwandig, oft mit Drusen, seltener mit Krystallnadeln von oxalsaurem Kalk. Charakteristisch für die Rinde von Quisqualis sind die zahlreichen, vereinzelt

---

[1] *Treub,* Observations sur les Plantes grimpantes du jardin botanique de Buitenzorg. Études de Buitenzorg I, p. 180.

vorkommenden Steinzellen und die gruppenweise auftretenden krystallführenden Bastfasern. Auch hier sind die Markstrahlen 1—5reihig. Wenn sie durch ein Bastfaserbündel hindurchgehen, sind sie immer stark sklerotisirt und enthalten dann zahlreiche Krystalle, was sonst nicht der Fall ist.

Das Phellogen entsteht aus Pericykelparenchym. Der Kork ist stets Schwammkork.

Die Blätter führen zahlreiche Krystalle.

Wie bei einzelnen Combreta werden die Stiele derselben in gewisser Entfernung von der Basis abgegliedert, und die untere Parthie zu einer Spina umgebildet, eine Thatsache, die schon *Rumphius* bekannt war. Da diese Dornbildung von *Schenck* allseitig behandelt ist, werden wir nur auf sein Werk hinweisen.[1]

[1] *Schenck*, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen I, p. 133.

Zusammenfassende Betrachtungen.

Werfen wir nun zum Schluss einen Rückblick auf unsere Untersuchungen über die anatomischen Verhältnisse der Combretaceen, so finden wir, dass abgesehen von einigen wenigen allgemeinen Erscheinungen, die bei gewissen Arten vorkommen, keine besonderen Eigenheiten in der Anatomie des Blattes oder Stammes angegeben werden können, wodurch sich diese Familie bestimmt von mehreren anderen scheiden liesse.

Jedoch dürfen wir vielleicht hoffen, dass unsere Untersuchung nicht ohne Interesse ist, denn bei mehreren nahestehenden Familien, wie Gyrocarpeen, Myrtaceen, Rhizophoreen und anderen finden wir anatomische Kennzeichen, die nicht bei Combretaceen auftreten, und so kann vielleicht hier die Anatomie Anhaltspunkte für die Beurtheilung verwandschaftlicher Verhältnisse bieten.

Die Combretaceen besitzen in der Regel ein Mark von mehr oder weniger dünnwandigen Parenchymzellen, die bald leer sein, bald Stärke oder oxalsaure Kalkkrystalle enthalten können. Die Krystalle sind in der Regel Drusen, seltener wie z. B. bei Combretum latifolium Einzelkrystalle. Bei einzelnen Arten finden wir im Mark Steinzellen, wie bei Lumnitzera racemosa und L. coccinea, Combretum Aubleti u. a.

Alle Combretaceen haben markständigen Weichbast.

Schon *Höhnel*[1] hat bicollaterale Gefässbündel bei Terminalia Catappa, belerica und paniculata beobachtet. Dagegen sind dieselben nach ihm bei Terminalia Arunja und Conocarpus einfach collateral gebaut. Wir können seine letzteren Angaben nicht bestätigen. Was Terminalia Arunja anbelangt, weist sie ebenso deutlich wie die andern obengenannten Terminalien

[1] Bot. Zeit 1882, p. 177.

inneren Weichbast auf. *Solereder*[1] ist es auch nicht entgangen, dass von *Kurtz* auch Terminalia crenulata Roth (Terminalia tomentosa Bedd. Var. 2 Hook. Fl. Indica) als T. Arunja bezeichnet wird. *Höhnel* giebt seine Pflanze nicht näher an. Ich habe ebenso wie *Solereder* auch diese beiden, sowohl Terminalia Arunja Bedd. als T. crenulata Roth untersucht. Beide haben einen deutlichen inneren Weichbast. Was die Annahme eines Irrthums von Seiten *Höhnels* noch weiter bestärkt, ist, dass er die unten erwähnten Gummigänge nicht erwähnt, obwohl dieselben bei Terminalia Arunja Bedd. und T. crenulata so deutlich auftreten, dass sie selbst der oberflächlichsten Untersuchung nicht entgehen können.

Bei der zweiten Angabe *Höhnels*, Conocarpus racemosa (Laguncularia racemosa), ist dagegen *Solereder*[2] derselben Ansicht. Er bemerkt, „dass allerdings der Querschnitt des Achsentheiles am Innenrande des Bündelkreises nur stellenweise und wenig entwickelt dünnwandiges weichbastähnliches Gewebe zeige", doch gelang es ihm, allerdings sehr vereinzelt, Siebröhren und deutliche horizontale Siebplatten nachzuweisen. Später sagt er[3], dass er mitunter reduzirt sein könne. Wir haben bei Laguncularia nachgewiesen, dass die Gefässbündel auch bei dieser Combretacee zweifellos bicollateral sind, obwohl der innere Weichbast sehr spärlich vorkommt.

Bei Lumnitzera ist es ihm dagegen nicht gelungen, Spuren von markständigem Weichbast nachzuweisen. *Solereder* hat nur Herbariummaterial zu seiner Verfügung gehabt, mit Alkoholmaterial wäre er zweifellos zu dem umgekehrten, schon früher von uns mitgetheilten Resultate gelangt. Die Siebplatten treten sehr schön hervor, wenn man das Präparat eine Stunde lang in einer recht starken Anilinblaulösung liegen lässt, es darauf durch Wasser vollständig entfärbt und dann von Neuem dieselbe Lösung zusetzt.

[1] Ueber den systematischen Werth der Holzstructur p. 121.
[2] l. c. p. 122.
[3] l. c. p. 124.

Solereder hat bei den Combretaceen nie den Weichbast in Gestalt kleiner Inseln im Marke zerstreut vorgefunden. Bei Conocarpus erecta ist dies jedoch der Fall; bei Lumnitzera und Laguncularia kommen die innern Siebröhren mit Geleitzellen einzeln und längs der Markperipherie zerstreut vor. Bei Terminalia, Calycopteris, Anogeissus, Combretum, Thiloa und Quisqualis bildet der markständige Weichbast jedoch frühzeitig eine zusammenhängende Reihe.

Wir haben bei Combretum näher besprochen, dass bei Combretum latifolium, extensum u. a. Bastfasergruppen im Mark auftreten; diese finden wir auch bei Guiera, Buchenavia oxycarpa u. a. Sie haben vollständig die Form, wie die Fasern, welche wir sonst in der Rinde finden, sie sind bald inhaltlos, bald mit Stärke versehen.

Man betrachtet ja zunächst die Bastfasern als Festigungsmittel, in vorliegendem Fall scheint jedoch ihre Funktion ziemlich problematisch, da man kaum nachweisen kann, dass sie hier die Festigung eines Elements vermehren, oder dass sie in irgend einer Hinsicht gegen Druck oder Stoss schützen. In Hinsicht des Marks können sie keine Rolle spielen, denn sie erreichen erst ihre volle Entwicklung, nachdem dieses seine Funktion erreicht hat. Auch ist nicht leicht einzusehen, weshalb eine Art mit diesen Bastfasern reichlich versehen ist, während eine andere nahverwandte, die unter denselben Bedingungen lebt, und in jeder Hinsicht dieselben Forderungen an Festigkeit haben zu müssen scheint, derselben vollständig entbehren muss.

In diesem innern Phloem finden wir bei einzelnen Terminalien grosse Sekretbehälter; solche haben wir bei keiner der übrigen Combretaceen gefunden, und sie scheinen einen konstanten Charakter für die Gruppen Pentaptera und Chuncoa, dagegen nicht für Catappa zu bilden, wo sie bei einzelnen auftreten, dagegen bei andern fehlen. So finden sie sich z. B. bei T. belerica, aber nicht bei T. citrina u. s. f. Recht häufig treten in dem innern Phloem Einzelkrystalle von oxalsaurem Kalk auf.

Was die verwandten Familien angeht, so besitzen Gyro-

carpeen, Rhizophoreen, Halorrhagidaceen und einzelne Myrtaceen collaterale Gefässbündel, wogegen die Lythrarien, Onagrarien, Melastomaceen und die meisten Myrtaceen intraxyläres Phloem haben. Uebrigens dürfen wir vielleicht, was den anatomischen Unterschied der Familien angeht, uns auf einen Hinweis auf *Solereders* Werk: „Ueber den systematischen Werth der Holzstructur," beschränken.

Die Holzfasern bilden immer die Hauptmasse der Holzstränge. Nur ein verhältnissmässig geringer Teil der erstern ist völlig ungefächert, die grosse Mehrheit besitzt dünne Querwände. Die Tüpfelung ist einfach oder es zeigt sich, wie bei einigen Terminalien, ein kleiner Hof. Eine Ausnahme bildet jedoch Combretum decandrum, wo die Fasertracheiden die Grundmasse des Holzkörpers bilden. Das Parenchym ist meist spärlich vertreten, nur bei einigen Terminalien finden wir es stärker auftretend, hier wechseln nämlich Reihen von Parenchym und Holzfasern miteinander.

Die Gefässe kommuniciren durch einfache Tüpfel mit dem Holzparenchym und den angrenzenden Markzellen. Die Querwände derselben sind mehr oder minder horizontal gerichtet und von einem einzigen Loche durchbohrt.

Die Markstrahlen sind meist 1—2reihig, nur bei Quisqualis sind sie 1—5reihig.

Bei einzelnen Gattungen kommen auch Weichbastinseln im Holzkörper vor, so bei Calycopteris, Guiera und Thiloa.

Was die letzgenannte angeht, hat Uneinigkeit bestanden, inwieweit sie zu Combretum gezogen oder als eigenes Genus aufgeführt werden müsse. *Baillon* sowie *Bentham* und *Hooker* vertreten die erstere Ansicht, während *Eichler* die letztere hegt, die auch *Solereder*[1] theilt, indem er sagt: „Der Umstand, dass die untersuchten und wohl alle Thiloaarten Weichbastinseln im Holz besitzen, und dass ich überall bei zahlreichen Gattungen verschiedener Familien dieses Verhältniss für das Genus konstant finde, ist eine weitere anatomische Stütze für die selbstständige Existenz der Gattung Thiloa."

[1] l. c. p. 123.

Auf den rein systematischen Theil dieser Frage wollen wir uns nicht einlassen, was dagegen *Solereders* anatomische Begründung anbelangt, genügt es zu erwähnen, dass bei Combretum salicifolium auch Weichbastinseln im Holzkörper vorkommen.

Die histologischen Verhältnisse im Holzkörper bei Thiloa sind also kein Hinderniss für die Vereinigung mit Combretum.

Wir können aus dem Obenangeführten auch ersehen, dass interxyläres Phloem nicht immer „konstant für das Genus" ist, denn Combretum salicifolium ist das einzige der vielen untersuchten Combreten, das dieses besitzt.

Bei allen angeführten Combretaceen, die sich durch holzständiges Phloem auszeichnen, bildet sich dieses nicht wie bei Strychnos, — was *Solereder* angibt, — sondern umgekehrt, indem es vom Cambium nach innen zu abgeschieden wird. In allen untersuchten Fällen ist seine Entwickelung diejenige, die wir im speciellen Theil bei Combretum salicifolium beschrieben haben. Nur müssen wir bemerken, dass wir bei Thiloa nitida Bastfasern in diesen Weichbastinseln vorgefunden haben.

Die von *Scott* und *Brebner*[1] aufgestellte Behauptung, dass zwischen Cambium und dem holzständigen Phloem keine Verbindung bestehe, ist nicht zutreffend, wie aus unserem Text (p. 33 und 35) und den bezüglichen Zeichnungen hervorgeht.

Die primäre Rinde hat nur eine kurze Dauer. Sie enthält bei den meisten Arten Drusen von oxalsaurem Kalk, seltener wie bei Combretum califolium und einigen andern Einzelkrystalle.

Die sekundäre Rinde ist oft von bedeutender Mächtigkeit, wie z. B. bei Terminalia belerica, Anogeissus acuminata u. a., selten nimmt sie wie Quisqualis indica einen nur geringen Theil des Stammes ein. Der Pericykel ist bei allen untersuchten Combretaceen heterogen sklerenchymatisch. Nur Lumnitzera

[1] On the Internal Phloëm in the Root and Stem of Dicotyledons. Ann. of Bot. V, 1891.

scheint eine Ausnahme zu bilden, da er hier eher homogen parenchymatisch genannt werden muss.

Allen Combretaceen gemeinschaftlich scheint der Besitz von Bastfasern zu sein, bald können dieselben wie bei Combretum farinosum oder Conocarpus einen fast zusammenhängenden Ring bilden, bald wie bei Anogeissus in kleinen Gruppen vereint und in konzentrischen Reihen geordnet sein.

Uebrigens ist es oft schwer zu entscheiden, ob diese Elemente als Steinzellen oder Bastfasern aufzufassen sind, denn man kann bei denselben Species Formen finden, die zu beiden Extremen gezählt werden können. Ebenso variirt ihr Lumen beträchtlich.

Die sekundäre Rinde ist immer reich an Kammerfasern mit Drusen von oxalsaurem Kalk. Ausser diesen finden wir z. B. bei Terminalia tomentosa, T. chebula, Anogeissus acuminata u. a. Drusen von ganz ungewöhnlicher Grösse; sie können mit unbewaffnetem Auge als weissliche Punkte wahrgenommen werden.

Die Markstrahlen in der sekundären Rinde sind meist 1—2reihig, bei Quisqualis indica jedoch bis 5reihig. Bei einzelnen Arten erstrecken sich die Markzellen in die äussern Rindenlagen in tangentialer Richtung und theilen sich durch Querwände, so dass sie aus einreihigen zu 4—5reihigen werden, dies ist z. B. der Fall mit Conocarpus erecta. Bei Conocarpus führen die Markstrahlen auch häufig Krystalle, was sonst sehr selten bei den Combretaceen vorkommt.

Wo die Markstrahlen durch eine Bastfasergruppe hindurchführen, sind sie in der Regel immer sklerotisirt.

Was die erste Korkbildung betrifft, so geht sie bei Quisqualis und den meisten Combreten im Pericykelparenchym vor sich, bei Terminalia meist, bei Laguncularia und Lumnitzera immer in den subepidermalen Lagen; bei Conocarpus in der Epidermis selbst.

Petersen[1] sagt, dass der Kork sich immer zwischen pri-

[1] *Petersen*, Ueber das Auftreten bicollateraler Gefässbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien u. s. f. Bot. Jahrb. 1882, p. 395.

märer und sekundärer Rinde und innerhalb der Bastfaserbündel (Pericykel) bilde. Da nun dieser Satz nicht „immer" richtig ist, hat er, was die Combretaceen anbelangt, kein Recht zu seiner Annahme[1] einer Causalverbindung zwischen der Korkbildung und dem markständigen Weichbast, wodurch die Oberfläche des Stengels dem normalen Weichbast sehr nahe rücken soll. — Der Kork ist beinahe immer Schwammkork, bei Bucida Buceras besteht er jedoch aus Steinkork.

Was die Blüthen angeht, haben wir nur bei Laguncularia und Lumnitzera Gelegenheit gehabt, dieselben näher zu untersuchen.

Bei Laguncularia bildet sich Endosperm, das jedoch in einem sehr frühen Stadium von dem jungen Embryo resorbirt wird. Bei Lumnitzera bildet sich überhaupt kein Endosperm. Der Nucellus übernimmt bei beiden die Ernährung der Keimanlage. Reife Früchte von Lumnitzera haben wir nicht gesehen. Bei Laguncularia findet sich in diesen kein Perisperm dagegen enthalten die Cotyledonen und das hypocotyle Glied bedeutenden Reichthum an Nährstoffen.

Betreffs der Blätter der Combretaceen ist durchgehends wenig zu bemerken. Bei Laguncularia und mehreren Terminalien finden wir am Grunde der Blattlamina extraflorale Nektarien, die besonders bei den letztern eine recht bedeutende Grösse erreichen können.

Alle Combretaceen haben in ihren Blättern Drusen von oxalsaurem Kalk. Cystolithen oder Oelbehälter, die wir bei mehreren nahestehenden Familien vorfinden, treten hier nie auf.

Lumnitzera, Conocarpus und Laguncularia haben alle saftige und zum Theil isolateral gebaute Blätter, indem das Palissadengewebe auf der Unter- und Oberseite ungefähr gleich stark entwickelt ist. Die Epidermis ist cuticularisirt, die Spaltöffnungen sind gesenkt und die Gefässbündel endigen in Speichertracheiden. Alles dies macht diese Pflanzen besonders geeignet, eine zu starke Transpiration zu verhindern.

[1] l. c. 396.

Bei mehreren der brasilianischen Combretaceen mit lederartigen Blättern sowie bei einzelnen Terminalien verlassen häufig einzelne Sklerenchymfasern die Scheide der Gefässbündel und breiten sich[1] unter der Epidermis aus.

Bei Laguncularia (Fig. 1—7, Taf. I) und Conocarpus (Fig. 13—14, Taf. I) kommen in den Blättern eigenthümliche Drusenbildungen vor und bei Lumnitzera und Laguncularia zeigt sich eine sehr interessante Epithembildung (Fig. 9—10, 16—18, Taf. 1) wegen deren wir auf den speciellen Theil verweisen müssen.

[1] Wie unsere Figuren 7 und 8, Taf. II zeigen.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1—7. Laguncularia racemosa. Blattdrüsenbildung, 1—5 aufeinanderfolgende Stadien, 6 fertige Drüse, 7 Drüse von oben in Flächenansicht; vergl. Fig. 1—3 1/650, Fig. 4—6 1/220, Fig. 7 1/150.

Fig. 8. Laguncularia racemosa. Schwimmgewebe aus der Fruchtwandung 1/150.

Fig. 9—10. Laguncularia racemosa. Epithem des Blattes in Flächen- und Querschnitt 1/220.

Fig. 11—14. Conocarpus erecta. Blattdrüsenbildung, 11 Flächenansicht von oben 1/150; 12 Flächenschnitt unter der Epidermis 1/150; 13 junger 1/220; 14 fertiger Zustand der Drüse 1/150.

Fig. 15. Lumnitzera racemosa. Nervenendigung mit Speichertracheiden aus dem Blatt 1/220.

Fig. 16. Lumnitzera racemosa. Epithem des Blattes im Querschnitt 1/150.

Fig. 17. Lumnitzera racemosa. Längsschnitt durch das Blattende; e und e' Epitheme 1/12.

Fig. 18. Desgl. Querschnitt durch die Spitze einer Blattanlage mit der Anlage des Epithems 1/12.

Fig. 19. Strychnos triplinervia. Verbindungsstrang zwischen 2 Phloemsträngen des Holzes in Tangentialschnitt 1/650.

Tafel II.

Fig. 1. Combretum salicifolium. Theil eines Querschnittes durch den Stamm. Holz mit holz- und markständigem Phloem, m Mark, v ein Verbindungsstrang 1/12.

Fig. 2. Strychnos triplinervia. Verlauf der Phloemstränge und ihrer Querverbindungen im Stamme 1/1.

Fig. 3—5. Combretum salicifolium. Anlage vom Cambium aus und Einschliessung eines Phloemstranges, m Markstrahlen, w und h Holzelemente, c Cambium, r Rinde, s Siebröhren mit Geleitzellen Fig. 3—4 1/220, Fig. 5 1/650.

Fig. 6. Combretum salicifolium. Verlauf der Siebelemente aus einem Längsstrang in eine Querverbindung 1/650.

Fig. 7. Combretum salicifolium. Querverbindung der Phloemstränge im Tagentialschnitt 1/650.

Fig. 8. Combretum salicifolium. Verlauf der Sklerenchymstränge unter der Epidermis des Blattes in Flächenschnitt 1/50.

Fig. 9. Desgl. in Querschnitt 1/220.

Bonn, Botanisches Institut 1893.

Trykt juni 1893.

Curriculum Vitae.

Ich, *Carl Holtermann*, wurde am 23. Januar 1866 in Sogn (Norwegen) geboren, wo mein Vater, der Land- und Stadtrichter (Byfoged) *E. L. C. Holtermann*, einige Zeit das Amt eines Landrathes bekleidete. Infolge Versetzung meines Vaters genoss ich meinen ersten Unterricht an den höheren Schulen in Stavanger, Tönsberg und endlich in Fredrikshald, dem jetzigen Aufenthaltsorte meiner Eltern. Nach Absolvirung meiner Gymnasialstudien unterzog ich mich dem Abiturientenexamen vor der Unterrichtsinspection in Christiania, in welcher Stadt ich darauf an der Universität als Studirender eingeschrieben wurde.

Ich widmete mich von Anfang an unter Leitung des Herrn Professor *Blytt* dem Studium der Botanik und hörte ausserdem Vorlesungen in Physik und Chemie. Ein Jahr lang arbeitete ich nebenbei im chemischen Laboratorium. Im Herbst 1890 liess ich mich an der Universität zu Bonn immatrikuliren, wo ich das Studium der Botanik hauptsächlich im botanischen Institute fortsetzte und mich auch während zweier Semester am physikalischen Institute (im Practicum) beschäftigte. Mit Ausnahme einiger in der Heimath verbrachten Monate bin ich bis jetzt an der hiesigen Hochschule verblieben.

Herrn Professor *Blytt*, dem Leiter meiner botanischen Studien in Norwegen, spreche ich bei dieser Gelegenheit meinen tiefgefühlten Dank aus für die mir gewordene vielfache Anregung und das mir stets bewiesene Wohlwollen.

Den Professoren und Docenten der Botanik an der hiesigen Universität, den Herren Geheimrath Professor Dr. *Strasburger*,

Professor Dr. *Schimper*, Dr. *Schenck* und Dr. *Noll*, sowie Herrn Professor Dr. *Körnicke* von der landwirthschaftlichen Akademie Poppelsdorf und dem General-Forstinspector a. D. Professor Dr. Sir Diet. *Brandis* werde ich mich stets tief verpflichtet fühlen, sowohl wegen des mir als Ausländer und Fremden gezeigten liebenswürdigen Entgegenkommens als wegen der so reichen Belehrung, die ich, sei es aus ihrem Unterricht, sei es aus ihrem Umgange, gezogen habe.

Ganz besonderen Dank schulde ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Professor Dr. *Strasburger*, für den bereitwilligen Rath, mit dem er mich bei der Anfertigung meiner Arbeit unterstützte.

Thesen.

1. Die *Blytt*'sche Theorie der Abwechslung feuchter und trockener klimatischer Perioden ist allein im Stande, die Vertheilung der skandinavischen Flora zu erklären.

2. Die Stickstoffaufnahme aus der Luft durch die Blätter ist eine ganz unbegründete Hypothese.

3. Das Saftsteigen im Holzkörper der Bäume erfolgt ohne Mitwirkung der lebendigen Zellen.

4. Das Düngen mit den besten mineralischen Substanzen kann die Zufuhr von thierischen oder pflanzlichen Abfallstoffen nicht ersetzen.

5. Der Darwinismus gibt keineswegs eine Erklärung der organischen Entwicklung der Lebewesen, indem er nur ein äusseres Regulativ für die Entwickelung in Betracht zieht.